

## LES ISOPODES TERRESTRES ET LE GONDWANA

par Albert VANDEL \*

## INTRODUCTION

L'exposé qui fait le sujet de notre communication se divise en trois parties :

- 1) Nous donnerons tout d'abord les raisons qui confèrent aux Isopodes terrestres ou Oniscoïdes la valeur d'excellents indicateurs biogéographiques.
- 2) Dans la seconde partie, nous démontrerons que les Isopodes terrestres ont pris naissance sur le Gondwana.
- 3) En dernier lieu, nous rechercherons quelles sont les voies suivies par les Oniscoïdes gondwaniens pour peupler les continents de l'hémisphère septentrional.

LES ISOPODES TERRESTRES  
EN TANT QU'INDICATEURS BIOGÉOGRAPHIQUES

La plupart des Oniscoïdes peuvent être tenus pour d'excellents indicateurs biogéographiques. Cependant, une sélection préliminaire s'impose.

Bien entendu, nous éliminerons d'emblée les formes cosmopolites dispersées en suite des activités humaines, dans de vastes régions, voire dans le monde entier.

Les halophiles seront également écartés, car ils se répandent le long des côtes et parviennent à coloniser des contrées fort éloignées de leur lieu d'origine.

Cependant, la plupart des Oniscoïdes sont des formes sédentaires, dont les moyens de dispersion sont assez faibles. Les espèces les plus intéressantes pour le biogéographe sont les formes refoulées dans des lieux de refuge, tels que l'humus, la terre, et mieux encore les cavités souterraines. Les Oniscoïdes endogés ou cavernicoles sont si étroitement liés à leurs biotopes qu'ils ne sauraient s'en évader. Ce sont, pour reprendre la célèbre expression de Darwin, des « fossiles vivants ».

Notre sujet étant immense, il convient d'informer le lecteur des limites que nous avons assignées à notre exposé.

Parmi les terres gondwaniennes, nous ne retiendrons que l'Australie, la Nouvelle-Zélande et la Mélanésie ; et dans l'hémisphère septentrional, seules l'Asie et la région méditerranéenne seront évoquées.

L'information que nous possédons sur l'Amérique et l'Afrique n'est pas utilisable, car la systématique relative aux Oniscoïdes de ces deux continents n'a pas encore été révisée et accordée aux normes modernes.

Notre exposé sera donc limité ; mais, ce qu'il perdra en étendue, sera largement compensé par la solidité des arguments que nous présentons en faveur de nos thèses.

\* Faculté des Sciences, Laboratoire de Zoologie, Toulouse, France.

## LES RÉPARTITIONS GONDWANIENNES

Les connaissances dont nous disposons aujourd'hui nous permettent d'affirmer que *tous les Oniscoides sont originaires des terres gondwaniennes*.

Il n'est point question de donner, dans cette brève communication, un exposé complet d'un sujet extrêmement vaste puisqu'il concerne le monde entier.

Cinq exemples seront sélectionnés pour démontrer le bien-fondé de notre thèse.

1) *Premier exemple*. — Si nous faisons abstraction des *Tyldidae* (qui, en fait, appartiennent au sous-ordre des Valvifères) et des *Ligiidae*, formes halophiles, les Isopodes terrestres les plus primitifs que nous connaissons appartiennent à la tribu des *Synocheta*, terme introduit par J. J. Legrand pour désigner les Oniscoides dont les canaux déférents du mâle demeurent distincts sur toute leur longueur.

À la base des *Synocheta* prend place la famille des *Styloniscidae*. Dans un mémoire paru, voici vingt ans (1952), nous avons évoqué la répartition du genre *Styloniscus*, et nous l'avons illustrée, en présentant au lecteur une carte qui fait apparaître la distribution des espèces de ce genre dont aucune (sauf l'une d'elles, récemment découverte dans les grottes de Cuba) ne franchit l'équateur.

2) *Deuxième exemple*. — Il est relatif au genre *Deio*, l'un des représentants les plus importants et aussi l'un des plus typiques de la famille des *Scyphacidae*. Charles Chilton, dans un mémoire daté de 1915, avait évoqué la répartition de ce genre qui est typiquement gondwanienne. Les terres occupées par ce genre sont disposées en cercle autour du pôle sud. Ce sont l'Australie, la Tasmanie, la Nouvelle-Zélande, l'Amérique du Sud, l'Afrique du Sud et, enfin, les îles Saint-Paul et Amsterdam.

3) *Troisième exemple*. — Nous connaissons de façon précise l'origine des *Oniscidae*. Ils ont pris naissance dans l'hémisphère austral, où ils sont représentés par les genres *Hanoniscus* (Australie) et *Phalloniscus* (Nouvelle-Zélande).

4) *Quatrième exemple*. — Latreille avait fondé, en 1804, un genre *Philoscia* qu'il rapprochait du genre *Oniscus*. On doit reconnaître que cette conception ne s'est guère modifiée jusqu'à une date toute récente. La raison en est que les *Philosciés* peuplant l'Europe et l'Amérique du Nord sont peu nombreux, et présentent des structures assez monotones.

Cependant, lorsque les isopodologues eurent à leur disposition des *Philosciés* provenant des pays équatoriaux et des régions australes, ils furent surpris par l'extraordinaire variété des « *Philoscia* ». Non seulement, ils décrivent de nombreuses espèces, mais ils furent conduits à instituer de nouveaux genres, et même des groupements super-génériques.

C'est la raison pour laquelle l'auteur du présent rapport a institué, en 1952, une sous-famille d'*Oniscidae*, celle des *Philosciinae*. Aujourd'hui, c'est à dire vingt ans après cette première tentative de classification, l'auteur a pris l'initiative, en raison du foisonnement de nouveaux genres et de nouvelles espèces institués au cours des dernières années, d'élever ce groupe au rang de famille. Désormais, nous les désignerons sous le nom de *Philosciidae*.

Ce sont les terres gondwaniennes — Cuba, Amérique du Sud, Nouvelle-Zélande, Australie, Malaisie et Afrique tropicale et méridionale — qui ont dévoilé la richesse en *Philosciés*.

Les carcinologistes ont créé, en ces dernières années, des dizaines de genres nouveaux et des centaines d'espèces inédites de *Philosciidae*, et cette liste est très certainement loin d'être close.

5) *Cinquième exemple*. — Le genre *Armadillo* fut institué par Duméril, en 1816. Au cours des ans, le nombre d'espèces s'est accru des proportions considérables. *Armadillo* est aujourd'hui intégré dans une famille des *Armadillidae*, divisée elle-même en plusieurs sous-familles qui comprennent des dizaines de genres et des centaines d'espèces.

Les *Armadillidae*, tout comme les *Philosciidae*, constituent un groupe austral. Dans l'hémisphère sud, ils occupent aussi bien les régions tempérées que la zone tropicale. Par contre, dans l'hémisphère nord, l'aire occupée par les *Armadillidae* ne dépasse point la limite des régions à climat méditerranéen.

Par ailleurs, nous pouvons affirmer, en toute certitude, que l'Australie est le lieu de naissance de la lignée armadillidienne. Car l'ancêtre des *Armadillidae*, c'est à dire le genre *Australiodillo*, qui n'a pas encore acquis la faculté de se rouler en boule, n'est représenté que par trois espèces, l'une provenant du Queensland, et les deux autres, de Lord Howe Island.

### LES VOIES SUIVIES PAR LES ONISCOÏDES POUR PEUPLER LES CONTINENTS DE L'HÉMISPHERE SEPTENTRIONAL

Les sujets traités dans les pages précédentes avaient été déjà évoqués par les isopodologues. Par contre, le thème qui fait l'objet de notre dernière partie appartient à un domaine à peu près vierge. Il concerne le trajet suivi par les Oniscoïdes gondwaniens, au cours de la migration qui leur a permis de coloniser l'hémisphère septentrional de notre globe.

Il est probable — et même, certain — que le mouvement migrateur que nous avons mis en évidence n'est pas unique, et que d'autres régions du globe ont été parcourues par de semblables déplacements de populations. Cependant, notre documentation est encore trop fragmentaire pour que nous puissions en faire état.

#### LA GUIRLANDE INSULAIRE DU PACIFIQUE OCCIDENTAL

L'un des traits les plus remarquables de la région pacifique occidentale est cette longue chaîne d'îles et d'archipels qui s'étend sur plus de 100° de longitude. Elle est constituée par les Îles Aléoutiennes, l'Archipel nippon, Formose, les Philippines, les îles de la Sonde, Bornéo, les Célèbes, la Nouvelle-Guinée, les Archipels Bismarck et Salomon, les Nouvelles-Hébrides, la Nouvelle-Calédonie, l'Archipel Kermadec, la Nouvelle-Zélande, les îles Antipodes, Auekland, Campbell et Macquarie.

Or nous sommes aujourd'hui en mesure de pouvoir affirmer que les éléments de cette guirlande insulaire qui devaient être jadis réunis, a été l'une des voies les plus fréquentées par les migrateurs originaires de l'hémisphère austral qui se sont dirigés vers le nord. Cette longue route leur a permis d'atteindre les continents de l'hémisphère septentrional.

Nous choisirons pour prouver l'exactitude de notre thèse quatre exemples particulièrement significatifs.

*Premier exemple.* — Si l'on excepte les *Tylidae* (qui ne sont point d'ailleurs des *Oniscoidea*, mais des *Valvifera* adaptés à la vie terrestre) et les *Ligiidae*, formes imparfaitement émancipées du milieu aquatique, les Oniscoïdes que l'on doit tenir pour les plus primitifs sont représentés par les deux familles des *Styloniscidae* et des *Trichoniscidae*.

Dans un travail publié voici vingt ans (Vandel, 1952), nous avons opposé ces deux familles, tant sur le plan anatomique que sur le plan biogéographique. La rigueur de cette antinomie nous paraît aujourd'hui excessive.

Les différences anatomiques sont d'ordre quantitatif, mais non qualitatif. La musculature qui commande les mouvements de l'endopodite du premier pléopode mâle est plus développée chez les *Styloniscidae* que chez les *Trichoniscidae*, mais le modèle demeure le même.

Rien ne s'oppose donc à ce que l'on envisage la dérivation des *Trichoniscidae* à partir des *Styloniscidae*, en suite de la réduction de certains faisceaux musculaires commandant les appendices copulateurs.

D'ailleurs, la structure des appareils copulateurs mâles est parfois très semblable chez les *Styloniscidae* et les *Trichoniscidae*. C'est le cas pour deux genres qui seront à nouveau évoqués, dans notre comparaison biogéographique. Ce sont les genres *Clavigeroniscus* (*Styloniscidae*) et *Hyloniscus* (*Trichoniscidae*).

Dans ces deux genres, l'endopodite du second pléopode mâle est uniformément cylindrique ; il se termine par une extrémité dont la structure est complexe. Il s'agit d'un organe d'apposition et non d'intromission.

Envisageons maintenant la répartition géographique des deux lignées trichoniscienne et stylo-niscienne. Nous avons évoqué, dans notre mémoire de 1952, la répartition des *Trichoniscidae*. A l'époque, des représentants de cette famille étaient connus en Amérique du Nord, dans certains archipels atlant-

tiques, en Europe, et dans les terres ceinturant la Méditerranée. Depuis lors, le grand biopéologue japonais, Shin-ichi Uéno et son équipe, ont découvert des représentants de la famille des *Trichoniscidae* dans les grottes japonaises.

Les deux espèces récoltées appartiennent au genre *Hyloniscus* (*H. uenoi* et *H. unidentatus*). Tous les autres représentants de ce genre sont cantonnés, à l'exception d'une espèce expansive, *H. riparius* (Koch), dans la moitié septentrionale de la région balkanique. On ne saurait guère douter que cette répartition fragmentée soit la conséquence de la période glaciaire qui a détruit, en grande partie, la faune sibérienne.

Tournons maintenant nos regards vers la série styroniscienne. Toutes les espèces du genre *Styloniscus* sont cantonnées dans l'hémisphère austral (à l'exception d'une espèce récemment découverte dans une grotte de Cuba).

Cependant d'autres représentants de la famille des *Styloniscidae* présentent une répartition différente. C'est le cas du genre *Clavigeroniscus* dont les quatre espèces, décrites jusqu'à ce jour, sont exactement réparties le long de l'Équateur : Amérique tropicale, Afrique tropicale et Mélanésie.

Seule l'espèce mélanésienne *Cl. mussani* concerne notre propos. Elle est commune en Nouvelle-Guinée et dans les Archipels Bismarck et Salomon.

Nous avons dit que les pléopodes copulateurs mâles des deux genres *Clavigeroniscus* (*Styloniscidae*) et *Hyloniscus* (*Trichoniscidae*) sont construits sur le même type. C'est pourquoi nous pouvons reconnaître, avec une certaine vraisemblance, une parenté phylétique entre *Clavigeroniscus* et *Hyloniscus*. Ainsi se dessine le trajet d'une migration qui, partie de la Mélanésie aurait gagné l'archipel nippon, tandis qu'une autre lignée, se dirigeant vers l'ouest, aurait atteint l'Europe orientale. Bien sûr il ne reste, de ce trajet que, quelques stations largement dispersées. Cependant, l'orientation du mouvement de migration peut être aisément reconnue.

*Second exemple.* — Notre second exemple est emprunté à la famille des *Philosciidae*. Il se rapporte au genre *Papuaphiloscia*, institué, en 1970, par l'auteur du présent rapport. Ce genre comprend, dans l'état actuel de nos connaissances, neuf espèces dont voici la répartition : Nouvelle-Zélande, Archipel Salomon, Archipel Bismarck, Nouvelle-Guinée, Archipel Riou-Kiou. Les représentants de ce genre occupent donc la totalité de l'arc insulaire qui s'étend de la Nouvelle-Zélande au Japon.

*Troisième exemple.* — Notre troisième exemple se rapporte également aux représentants de la famille des *Philosciidae*. Il complète, de façon très heureuse, le cas précédent, en faisant apparaître la bifurcation fondamentale de la migration qui, partie des régions australes, est parvenue dans l'hémisphère septentrional.

Le genre *Chaetophiloscia* a été institué, en 1908, par le grand isopodologue Allemand K. W. Verhoeff. Il classait dans cette nouvelle unité systématique plusieurs espèces méditerranéennes.

Il ignorait, à l'époque, que sa découverte représentait le terme ultime d'une longue migration qui, ayant son point de départ dans les terres australes, s'est achevée dans le domaine méditerranéen.

La systématique moderne a reconnu que le genre *Chaetophiloscia* fait partie d'un groupe de *Philosciés*, fort bien caractérisé par l'excentricité du *nodulus lateralis* IV. Ces *Philosciés* ont été rassemblées en un « groupe chaetophiloscien ».

La connaissance de ce groupe est due en grande partie à l'auteur du présent mémoire, qui a eu l'heureuse fortune de disposer d'un matériel abondant d'*Oniscoidés* provenant de la région pacifique. Cette étude l'a conduit à créer de nouveaux genres (*Isabelloscia*, *Verhoeffiella*, *Papuaphiloscia* et *Leucophiloscia*), ayant tous en commun un *nodulus lateralis* IV excentrique. Or, ces genres sont tous propres à la région pacifique occidentale comprise entre la Nouvelle-Calédonie et l'archipel nippon.

Ainsi on ne saurait douter que les ancêtres du genre *Chaetophiloscia* soient originaires de la région pacifique. Ils auraient émigré vers le nord, et auraient atteint l'équateur. A ce niveau, le courant migrateur se serait scindé en deux branches, l'une poursuivant sa marche vers le nord aurait atteint l'archipel nippon ; l'autre branche se serait infléchie vers l'ouest, pour gagner la région méditerranéenne. Il est regrettable que les étapes intermédiaires de cette immense migration nous demeurent inconnues. Il faut en chercher la raison dans l'ignorance, à peu près complète, où nous demeurons quant aux *Philosciés* peuplant l'Inde et l'Indochine. Cette hypothèse reçoit cependant quelques soutiens dus à la répartition des *Armadillidae*.

*Quatrième exemple.* — Notre quatrième exemple porte sur la famille des *Armadillidae*. Pour retracer les migrations effectuées par cette famille d'Oniscoïdes, nous sommes obligés de faire appel à deux genres différents. N'oublions pas que le temps a été un grand destructeur. Le monde animal que nous connaissons est, comme l'habit d'Arlequin, formé de pièces et de morceaux.

Le genre *Hybodillo* comprend quatre espèces. L'une, *australiensis* est une forme naine (2 mm.) découverte dans une grotte de l'Australie occidentale qui se situe aux environs d'Augusta. Cette espèce peut être tenue pour une reliëte gondwanienne.

Une autre espèce, *H. pygmaeus* a été récoltée à Valoka (Cape Hoskins) en Nouvelle-Bretagne. C'est une forme encore plus petite que la précédente ; elle mesure 1,25 mm. Elle est complètement dépigmentée et anophtalme. Elle mène une vie endogée dans la forêt primaire.

Les deux autres espèces du genre *Hybodillo* sont de taille un peu plus grande (3-3,5 mm.) ; elles sont pigmentées et oculées. L'une (*colocasiae*) a été récoltée à Java ; l'autre (*jubatus*) à Sumatra. Ainsi la lignée armadillidienne a atteint l'équateur.

Cependant, la migration armadillidienne s'est poursuivie plus loin encore. Et, n'est-il pas piquant de faire remarquer que le premier représentant de la famille des *Armadillidae* qui fut décrit — *Armadillo officinalis* Dumeril, 1816 — est celui qui marque le terme de la migration armadillidienne ; cette espèce peuple, non seulement, toutes les terres baignées par la Méditerranée, mais elle a colonisé les rivages atlantiques du Maroc et du Portugal.

Il n'en reste pas moins, qu'une immense lacune sépare les représentants indonésiens de la famille des *Armadillidae*, et le peuplement méditerranéen. Elle n'est comblée que par la récolte d'une espèce du genre *Armadillo* (*A. elevatus* Verhoeff) à Madras. Toutefois, il convient d'ajouter que la faune isopodique de l'Inde et de la presqu'île indochinoise est si mal connue que l'on peut s'attendre à la découverte d'autres représentants du genre *Armadillo* ou de formes affines dans l'Asie méridionale.



## CONCLUSION

En dépit d'immenses lacunes qui sont dues, les unes à l'état encore très imparfait de nos connaissances — les autres, à la disparition de beaucoup d'espèces animales, dont l'homme est l'un des principaux responsables — il nous est possible de reconstituer, au moins approximativement, les grands axes de migration des Oniscoïdes. Nous avons tenté de représenter sur une carte les voies suivies par les Oniscoïdes au cours de leurs migrations. Nés sur des terres australes, ils se sont dirigés tout d'abord vers le nord et ont atteint les régions équatoriales. A ce niveau, le courant migrateur s'est scindé en deux branches : l'une remontant vers le nord, en suivant la côte pacifique de l'Ancien Continent ; l'autre, s'infléchissant vers l'ouest, et gagnant, après avoir traversé la péninsule indienne, la région méditerranéenne.

## DISCUSSION

*Intervention du Professeur R. F. Laurent.*

Le Professeur Vandel a raison de souligner le fait que bien des animaux subissent les migrations des continents à la dérive, plutôt que d'effectuer ces migrations eux-mêmes. C'est le cas de formes mal douées au point de vue locomotion: Isopodes terrestres évidemment, Insectes aptères, Myriapodes, Reptiles et Batraciens fousseurs. Les Batraciens en général doivent difficilement survivre à une traversée océanique, puisqu'ils ne supportent guère le contact avec l'eau salée.

*Intervention du Professeur Th. Monod, sur l'importance des changements éco-climatiques et des changements de « maison » comme facteurs de migration.*

*Intervention du Professeur Kosswig. (Hambourg)*

Le genre non ailé *Pseudisolabis* (Dermaptères) montre une distribution correspondante excellentement aux exemples donnés par le Professeur Vandel: Nouvelle-Zélande — Australie — Inde — Anatolie méridionale. Peut-être *Pseudisolabella gracia* de la Grèce décrite par Verhoeff est un représentant de la même série phylogénétique en Europe. En outre l'écologie des deux groupes montre des similitudes.

*Intervention du Professeur R. Dollfus*

Les oiseaux dans leurs migrations, peuvent transporter des *Oniscoïdes* roulés en boule dans leur tube digestif. Ceux-ci ne sont pas toujours digérés et peuvent être rejetés vivants dans les matières fécales.